

УДК 576.895.132 : 596

СИСТЕМА НЕМАТОД — ПАРАЗИТОВ  
ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

К. М. Рыжиков, М. Д. Сонин

Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва

Анализируются используемые в настоящее время системы нематод — паразитов позвоночных животных, а именно системы Читвуда (Chitwood, 1933, 1937), Скрябина и Шульца (1940) и Шабо (Chabaud, 1974). Предлагается новый вариант системы указанных групп нематод. В основу его положена система Шабо. В подклассе *Adenophorea* авторы выделяют два отряда: *Trichocephalida* и *Dioctophymida*. В подклассе *Secernentea* представлено пять отрядов: *Rhabditida*, *Strongylida*, *Oxyurida*, *Ascaridida* и *Spirurida*. В отряде *Ascaridida* выделяются два подотряда: *Ascaridina* и *Heterakina*. В отряде *Spirurida* выделяются три подотряда: *Spirurina*, *Camallanina* и *Filarina*. Подотряды *Gnathostomatina* и *Cucullanina* признаются недостаточно обоснованными. Обе эти группы в предлагаемом варианте системы рассматриваются как надсемейства. Предлагается в латинских названиях подотрядов употреблять окончание «*ina*», а не «*ata*».

Наиболее крупный вклад в разработку системы нематод, в частности тех групп, в которых представлены формы, паразитирующие у животных и человека, внес американский исследователь Б. Читвуд (B. Chitwood). Предложенная им система впервые была опубликована в 1933 г. В 1937 г. статья Б. Читвуда с изложением системы была напечатана в сборнике, изданном в СССР. Система Б. Читвуда получила широкое признание у нематодологов и в основе своей остается общепризнанной и в настоящее время. В последующих крупных работах по нематодологии система Б. Читвуда подвергалась лишь большим или мельчайшим модификациям, мало меняющим ее структуру.

Больше, пожалуй, чем другие исследователи, в систему Читвуда внес изменений Ямагути (Yamaguti, 1961). Он поднял ранг подотрядов в системе Б. Читвуда до ранга отрядов, ранг ряда семейств до надсемейств и обосновал три новых отряда. Нововведение Ямагути не получило, однако, поддержки: насколько нам известно, предложенная им система не нашла применения в последующих работах нематодологов.

Советские гельминтологи обычно пользуются системой нематод Скрябина и Шульца, которая впервые была представлена ими в книге «Основы общей гельминтологии» (1940). Система эта нашла затем отражение, что касается крупных таксонов, в созданном коллективом авторов 4-томном труде «Определитель паразитических нематод». Она изложена в первом томе этого издания, вышедшем в 1949 г., его авторы — Скрябин, Шихобалова, Соболев.

В изданной позже монографии Шульца и Гвоздева «Основы общей гельминтологии» (первый том монографии, где рассматривается таксономия гельминтов, вышел в 1961 г.) также принята система Скрябина и Шульца. В нее внесены лишь незначительные изменения.

Расположение крупных таксонов системы и их объем во всех указанных трудах в основном соответствует, за небольшими исключениями, системе, предложенной в свое время Б. Читвудом. Что касается таксонов

группы семейств и родовой группы, то они, конечно, всякий раз, по мере накопления фактических данных, подвергались преобразованиям и часто значительным.

В настоящее время в Англии Институт гельминтологии (Commonwealth Institut of Helminthology — СИН) осуществляет издание серии выпусков под общим названием «Определитель нематод, паразитирующих у позвоночных животных» (СИН Keys to the nematode parasites of vertebrates). Несомненно, это ценное издание и важный вклад в разработку таксономических проблем нематодологии. Выпуски издаются под общей редакцией Андерсона, Шабо и Уильмот (Anderson, Chabaud, Willmott). К настоящему времени опубликовано 8 выпусков. Их авторы — известные нематологи разных стран — специалисты по отдельным группам класса. Названия выпусков и их авторы указаны в списке литературы.

Общая схема системы изложена в первом выпуске, который опубликован в 1974 г. Выпуск содержит три раздела: первый — общее введение (Андерсон, Шабо и Уильмот), второй — словарь нематологических терминов (Уильмот), третий — ключ к определению подклассов, отрядов и надсемейств нематод (Шабо).

Предложенную в указанном выпуске «Ключа» систему мы будем называть «система Шабо». Эта система, хотя и сохраняет основные положения системы Б. Читвуда, все же значительно отличается от нее.

Таким образом, в настоящее время гельминтологам как у нас в стране, так и за рубежом приходится иметь дело с различными системами нематод. Цель нашей работы — рассмотреть эти системы и высказать о них свои соображения.

#### ПОДКЛАССЫ

В подавляющем большинстве работ по систематике нематод, паразитирующих у позвоночных, принято подразделять класс нематод на два подкласса. В работах одних исследователей эти подклассы именуются *Adenophorea* и *Secernentea*, в работах других — *Aphasmidia* и *Phasmidia*.

Общепризнанными в настоящее время можно считать названия подклассов *Adenophorea* и *Secernentea* (Парамонов, 1962; Скрябин, Ивашкин, 1968; Шульц, Гвоздев, 1970; M. Chitwood, 1971; Chabaud, 1974). Эти названия были предложены ранее, чем названия *Aphasmidia* и *Phasmidia*.

Необходимо обратить внимание на то, что в работах упомянутых выше авторов нет единства в отношении последовательности расположения подклассов в системе нематод. Б. и М. Читвуды (B. Chitwood, M. Chitwood, 1937), которые предложили подразделение нематод на афазмидиевых и фазмидиевых, считали представителей подкласса фазмидиевых более древними формами и соответственно этому отводили им первое место в своей системе нематод. Такой же порядок расположения подклассов представлен в системе Скрябина и Шульца (1940). Исследованиями, проведенными после публикации работы Читвудов, было показано, что наиболее примитивными являются афазмидиевые формы нематод. В последнее время такое мнение получило дополнительные подтверждения. Немалую роль в решении данного вопроса сыграла весьма обстоятельная работа Парамонова (1954). К сожалению, эту работу не учли Шульц и Гвоздев (1970). В принятой ими системе нематод фазмидиевые стоят первыми. В работе Шабо система нематод открывается подклассом *Adenophorea* (= *Aphasmidia*). Такого же порядка расположения подклассов придерживаемся и мы в предлагаемом нами ниже варианте системы.

Отметим, что, помимо рассматриваемого варианта подразделения класса нематод на подклассы, имеются и другие. Пирс (Pearse, 1942) выделил четыре подкласса: *Enoplia*, *Chromodoria*, *Rabditia* и *Spiruria*. Андраши (Andrassy, 1976) предложил три подкласса: *Torquentia*, *Panatrantia*, *Secernentia*. Пойнар (Poinar, 1979) возвел подклассы *Adenophorea* и *Secernentea* в ранг классов, разделив первый из них на два подкласса —

*Enoplia* и *Chromodoria*. Дроздовский (1980) считает, что класс представлен двумя крупными филогенетически обособленными группами и соответственно этому выделяет два подкласса: *Enoplia* и *Chromodoria*, рассматривая их в ином составе, чем это делали прежние исследователи.

Мы воздерживаемся от анализа предложений названных авторов. Это может быть сделано лишь совместно со специалистами по свободно-живущим нематодам и нематодам, паразитирующими у растений и насекомых, поскольку именно этих групп в основном касаются указанные систематические преобразования класса. Мы считаем, что нематоды — паразиты позвоночных животных должны быть представлены в двух группах ранга подклассов и в соответствии с тем, как это принято в большей части таксономических работ по нематодам указанных хозяев, оставляем за ними названия *Adenophorea* и *Secernentea*.

#### ТАКСОНЫ ГРУПП ОТРЯДА И СЕМЕЙСТВА

Рассматривая таксоны этих рангов, мы не будем, за исключением отдельных случаев, касаться положения в системе семейств. Отметим, что перечень всех семейств нематод, паразитирующих у позвоночных животных, и распределение их по соответствующим таксонам более высокого ранга приведены в работе Сонина (1976). Перечень дан также в работе Пойнара (Poinar, 1979). В работе Сонина взята за основу система нематод Шульца и Гвоздева (1970), в работе Пойнара — система Шабо (1974). В работах Сонина и Пойнара имеются расхождения в расположении семейств по надсемействам. В ряде случаев эти расхождения значительны. Мы полагаем, что сравнительный анализ указанных различий должны сделать специалисты по соответствующим группам нематод. Это особая работа и она не входит в задачу нашей статьи.

Подкласс *Adenophorea*. Прежде чем анализировать состав данного подкласса, необходимо сделать замечание, касающееся написания подотрядов на латинском языке. В работах советских гельминтологов принято для названия подотряда окончание «ata», в то время как в работах большинства зарубежных специалистов — окончание «ina». Последнее введено, по всей вероятности, по аналогии с окончаниями латинских названий подсемейств «inae». Мы считаем целесообразным в целях унификации номенклатуры пользоваться при написании подотрядов окончанием «ina».

Все виды подкласса *Adenophorea*, паразитирующие у позвоночных, Б. Читвуд включил в состав отряда *Enoplida*, в котором он выделил подотряды *Dorylainina* и *Diocophymina*. В подотряд *Dorylainina* Б. Читвуд включил и надсемейство *Trichuroidea*.

Советские гельминтологи в своих работах рассматривают подотряд *Diocophyta* и надсемейство *Trichuroidea* в ранге отрядов — *Diocophyida* и *Trichocephalida* (Скрябин, Шихобалова, Орлов, 1957; Карманова, 1968). С выделением диоктофимид в отдельный отряд согласился ряд зарубежных специалистов (Yamaguti, 1961; M. Chitwood, 1971).

В системе Шабо все виды аенофорей, паразитирующие у позвоночных животных, представлены в одном подотряде *Enoplida*. В пределах отряда указанные формы распределяются по трем надсемействам — *Diocophytoidea*, *Trichuroidea*, *Muspiceoidea*. Такая система резко расходится с системой подкласса, принимаемой другими исследователями. Мы также не можем признать предлагаемый Шабо вариант более совершенным.

Серьезным возражением против варианта системы, предлагаемого Шабо, служит, в частности, то, что отряд *Enoplida*, куда он включает диоктофимид и трихоцефалид, представлен в основном формами свободно-живущими, в подавляющем большинстве обитателями моря. И диоктофимиды, и трихоцефалиды — узкоспециализированные паразиты. Паразитический образ жизни этих видов определил их своеобразную морфологию и особенности их индивидуального развития. В этом отношении они

далеко не сходны со свободноживущими эноплидами. Уже хотя бы только поэтому их объединение в одном отряде вряд ли можно признать правильным.

В нашем представлении система подкласса *Adenophorea* в той ее части, которая имеет отношение к формам, паразитирующим у позвоночных животных, должна включать два отряда — *Trichocephalida* и *Dioctophymida*.

Необходимо сказать об употреблении неодинаковых названий одного из указанных отрядов — *Trichiurida* и *Trichocephalida*. Различие в названиях ведет начало от разных названий типового рода: *Trichurus* — в одних работах и *Trichocephalus* — в других. В монографии Скрябина, Шихобаловой и Орлова (1957) подробно излагается история появления указанных названий. Приоритет имеет название *Trichurus*, так как оно было предложено в 1771 г., а *Trichocephalus* — в 1788 г. Однако первое название не точно: в действительности червь, которому оно присвоено, не «власохвост», а «власоглав». Авторы упомянутой монографии считают, что предпочтение должно быть отдано названию *Trichocephalus*. Мы поддерживаем это мнение и, как нам кажется, среди нематодологов именно это название находит более широкое применение.

В отряд *Trichocephalida* в соответствии с тем, как это принято в системе, которая используется советскими гельминтологами (Скрябин, Шульц, 1940; Шульц, Гвоздев, 1970), мы включаем два надсемейства — *Trichocephaloidea* и *Cystoopsoidea*. Отметим, что в системе Шабо цистоопсиды не упоминаются. Видимо, при рассмотрении системы трихоцефалоид в последующих выпусках «Ключа» им будет отведен таксономический ранг не выше семейства.

К двум указанным надсемействам отряда мы добавляем надсемейство *Muspiceoidea*. Именно в этом ранге оно представлено в системе Шабо. Мы делаем это условно, поскольку необходимы дополнительные исследования для более точного определения таксономического статуса муспицеоид и их положения в системе. Морфологию муспицеоид изучали Байн и Шабо (Bain, Chabaud, 1979). Они помещают их в подотряд *Dorylainina*, указывая одновременно на их близость к трихоцефалинам и мермитидам.

Отряд *Dioctophymida* не подразделяется на надсемейства, он включает два семейства — *Dioctophymidae* и *Soboliphymidae*. В предлагаемом нами варианте системы адеофорей ни отряд *Trichocephalida*, ни отряд *Dioctophymida* не имеют подотрядов.

Подкласс *Secernentea*. Б. Читвуд (1933) подразделил сепернентов на два отряда — *Rhabditida* и *Spirurida*, включив в первый из них подотряды *Rhabditina*, *Strongylina*, *Ascaridina*, а во второй — *Spirurina* и *Camallanina*.

Скрябин и Шульц (1940) придали подотряду *Ascaridina* ранг отряда и включили в его состав подотряд *Oxyurina*, который был обоснован Скрябиным в 1923 г. Ямагути (1961) восстановил самостоятельность отряда *Strongylida* и отряда *Oxyurida*. С выделением отряда *Strongylida* согласились М. Читвуд (1971) и Шабо (1974), а отряда *Oxyurida* — Шабо (1974). Мы также считаем вполне обоснованным разделение рабдитид на два самостоятельных отряда — *Rhabditida* и *Strongylida*. Эти группы достаточно четко дифференцируются по морфологическим и биологическим признакам.

Отряд *Rhabditida* объединяет свободноживущие формы, паразитов беспозвоночных, главным образом насекомых, и виды, паразитирующие у позвоночных животных. Последние представлены в одном типовом надсемействе *Rhabditoidea*.

В отряд *Strongylida*, помимо трех надсемейств, традиционно включаемых в него, а именно *Strongyloidea*, *Trichostrongyloidea* и *Metastrongyloidea*, Шабо добавляет еще два — *Diaphanocephaloidea* и *Ancylostomatoidea*. Мы соглашаемся с этим предложением Шабо.

Отряды *Oxyurida* и *Ascaridida* в системе Шабо подверглись наибольшим, пожалуй, преобразованиям в сравнении с тем, как эти группы представлены в других системах. Шабо резко сократил объем оксиурид, переведя в отряд аскаридиды космоперцид, гетеракид и субулирид. В результате входящие в отряд виды — паразиты позвоночных оказались представленными в одном надсемействе *Oxyuroidea*. В «Определителе» Шабо не рассматривает довольно многочисленные группы оксиурид, паразитирующих у беспозвоночных — в основном у членистоногих. В монографии Скрябина, Шихобаловой, Лагодовской (1966), специально посвященной этим гельминтам, сообщается о трех надсемействах, включающих указанных паразитов. В нашем варианте системы мы вслед за Шабо упомянем в отряде только одно надсемейство — *Oxyuroidea*, которое включает формы, паразитирующие у позвоночных животных.

Отряд *Ascaridida* включал по Скрябину и Шульцу (1940) два подотряда *Ascaridina* и *Oxyurina*. М. Читвуд (1971) выделила в составе этого отряда еще один подотряд — *Heterakina*. Шабо (1974), не признавая подотрядов *Ascaridina* и *Heterakina*, подразделяет данный отряд на пять надсемейств *Ascaridoidea*, *Cosmocercoidea*, *Heteracoidea*, *Subuluroidea* и *Seuratoidea*. Из этих пяти надсемейств только типовое представляет формы, которые, согласно системе Скрябина и Шульца, входили ранее в этот отряд. Три надсемейства входили ранее в состав оксиурид и одно — *Seuratoidea* — в состав спириурид.

Мы считаем, что в настоящее время целесообразно сохранить подразделение отряда *Ascaridida* на два подотряда — *Ascaridina* и *Heterakina*. В подотряд *Ascaridina* мы включаем надсемейство *Ascaridoidea* и *Seuratoidea*, а в подотряд *Heterakina* надсемейства *Heterakoidea*, *Cosmocercoidea* и *Subuluroidea*. Несомненно, что система данного отряда далека от совершенства и необходимы дальнейшие детальные исследования этой группы нематод.

Отряд *Spirurida* включал, согласно Б. Читвуд (1937), два подотряда — *Spirurina* и *Camallanina*. Скрябин и Шульц выделяют в составе данного отряда третий подотряд — *Filariina*. Скрябин и Ивашкин обосновывают в рамках отряда *Spirurida* еще два подотряда: в работе 1968 г. — подотряд *Cucullanina* и в работе 1973 г. — *Gnathostomatina*.

Шабо (1974) включает в состав отряда *Spirurida* два подотряда *Spirurina* и *Camallanina*. Первый подотряд он подразделяет на 10 надсемейств: *Spiruroidea*, *Gnathostomatoidea*, *Physalopteroidea*, *Rictularioidea*, *Theazioidea*, *Habronematoidea*, *Acuarioidea*, *Filarioidea*, *Aproctoidea* и *Diplotriaenoidea*, а второй на два — *Camallanoidea* и *Dracunculoidea*.

В отношении систем спириурид указанных исследователей мы хотели бы высказать следующие замечания. Прежде всего мы не можем согласиться с упразднением в системе, предлагаемой Шабо, подотряда *Filariina*. Это четко обособленная группа, и, несомненно, она должна быть представлена в отряде спириурид в ранге подотряда. Такой таксономический статус придан ей в системах других авторов. В системе Шабо филярии распределены в трех надсемействах — *Filarioidea*, *Aproctoidea*, *Diplotriaenoidea*, включенных в подотряд *Spirurina*. Необходимо объединение их в одном таксоне ранга подотряда.

Далее мы хотели бы высказать свое мнение о подотрядах *Cucullanina* и *Gnathostomatina*. Подотряд *Cucullanina* основан на базе надсемейства *Cucullanoidea*, предложенного в 1962 г. Ивашкиным. Диагноз подотряда полностью совпадает с диагнозом надсемейства. Ни один из признаков, включенных в диагноз подотряда, не выделяет эту группу над уровнем других надсемейств спириурид. Нам кажется, что для преобразования надсемейства в ранг подотряда в данном случае не было веских оснований. Шабо в своей системе не учитывает подотряда кукулланида. Он подчеркивает, что можно считать установленным, что кукулланиды не являются группой, близкородственной камалланидам. Мы тем не менее

считаем целесообразным поместить кукулланид в ранге надсемейства в состав подотряда *Camallanina*.

Подотряд *Gnathostomatina* был обоснован Скрябиным и Ивашкиным (1973) с единственным надсемейством *Gnathostomatoidea* Skryabin et Ivaščkin, 1968. Нам кажется, что обоснование подотряда сделано недостаточно убедительно. Работа, посвященная этому вопросу, по существу не содержит сведений, показывающих филогенетическую обособленность данной группы в пределах спиурин, что необходимо для предания ей такого высокого таксономического ранга, как подотряд. Вопрос о таксономическом статусе гнатостоматид требует дальнейших более углубленных исследований, поэтому считаем целесообразным рассматривать в настоящее время эту группу в ранге надсемейства в составе подотряда *Spirurina*.

Рассматривая систему сецернентей, следует сказать о порядке расположения отрядов в системе этого подкласса. В системах Б. Читвуда, Скрябина и Шульца, Шульца и Гвоздева, Шабо и ряда других исследователей первое место в пределах указанного подкласса отведено рабдитидам. Это находится в соответствии с представлениями указанных авторов о рабдитидах как группе, которая ближе, чем другие, стоит к предковым формам подкласса. Завершает систему подкласса отряд спиурида, включающий виды, претерпевшие большие, чем рабдитиды, изменения в процессе приспособления к паразитическому образу жизни.

Имеется и другая точка зрения на филогению подкласса. Первоначально она была высказана Ивашкиным (1961) и получила дальнейшее развитие в работе Скрябина и Ивашкина (1968). Указанные авторы считают, что сецернентеи не представляют собой филогенетически единую группу. Подкласс слагается из двух групп, каждая из которых имела своих предков среди свободноживущих форм. Одна из этих групп объединяет рабдитид, стронгилид и оксиурид. В своем происхождении (считают названные авторы) эта группа связана с наземными рабдитоподобными формами. Другая группа, объединяющая спиурид, аскаридид и камалланид, эволюционировала от водных морских форм сецернентей. Эту группу Скрябин и Ивашкин считают наиболее древней среди подкласса и в соответствии с этим ставят спиурид в основу системы подкласса, завершая перечень его отрядов рабдитидами.

С указанной точкой зрения, однако, не согласились многие исследователи (M. Chitwood, 1971; Сонин, 1976; Poinar, 1979).

Мы также никак не можем согласиться с изложенной концепцией. Мы держимся того мнения, что рабдитоподобные формы являются исходными в филогенетическом развитии подкласса. Представители других отрядов подкласса — это группы, достигшие большего, чем рабдитиды, уровня адаптации к паразитическому существованию. Наибольшей специализации в этом направлении достигли спиуриды, и среди них особенно филярийны. Процесс исторического развития от рабдитидных форм к спиуридным нетрудно проследить по промежуточным группам, которые связывают указанные отряды многими морфологическими и биологическими признаками и позволяют представить пути эволюционного развития подкласса. И наоборот, трудно представить сецернентеи как две филогенетически разобщенные группы, историческое развитие которых протекало независимо друг от друга.

В предлагаемом нами варианте системы нематод мы, как по существу и все другие исследователи, перечень отрядов подкласса сецернентей начинаем с отряда рабдитид, а завершаем его отрядом спиурид.

#### ОБЩАЯ СХЕМА СИСТЕМЫ

Предлагаемый нами вариант системы нематод, паразитирующих у позвоночных животных, является «синтетическим». Он устраняет в известной степени несходство между системой, предложенной Б. Читвудом (1933, 1937), и системами, представленными другими исследователями в более

позднее время. Отдельные фрагменты нашего варианта системы являются условными. Это, в частности, относится к системе аскаридид.

Ниже представлен предлагаемый нами вариант системы.

Класс N E M A T O D A Rudolphi, 1808

Подкласс ADENOPHOREA Linstow, 1905

Отряд T R I C H O C E P H A L I D A Skrjabin et Schulz, 1928

В отряде три надсемейства: 1. Trichocephaloidea (Baird, 1853, fam.) Skrjabin et Schulz, 1928; 2. Cystoopoidea (Skrjabin, 1923, fam.) Saidov, 1953; 3. Muspiceoidea Chabaud, 1974.

Отряд D I O C T O P H Y M I D A Railliet, 1916

В отряде два семейства: 1. Dioctophymidae (Castellani et Chalmers, 1910, subfam.) Railliet, 1915; 2. Soboliphymidae Petrow, 1930.

Подкласс SECERNENTEA Linstow, 1905

Отряд R A B D I T I D A B. Chitwood, 1933

Паразитирующие у позвоночных животных виды представлены в одном надсемействе — Rabdoidea (Oerly, 1880, fam.) Travassos, 1920.

Отряд S T R O N G Y L I D A Railliet et Henry, 1913

В отряде пять надсемейств: 1. Strongyoidea (Baird, 1853, fam.) Weinland, 1858; 2. Ancylostomoidea Looss, 1905; 3. Dianocephanocephaloidea (Travassos, 1930, fam.) Chabaud, 1965; 4. Metastrongyoidea (Leiper, 1908, fam.) Lane, 1927; 5. Trichostrongyoidea (Leiper, 1912, fam.) Cram, 1927.

Отряд O X Y U R I D A Skrjabin, 1923

Паразитирующие у позвоночных животных виды представлены в одном надсемействе — Oxyuroidea (Cobbold, 1864, fam.) Reilliet, 1916.

Отряд A S C A R I D I D A (Skrjabin, 1915, subordo) Skrjabin et Schulz, 1940

Подотряд ASCARIDINA Skrjabin, 1915

В подотряде два надсемейства: 1. Ascaridoidea (Baird, 1953, fam.) Railliet et Henry, 1915; 2. Seuratoidea (Railliet, 1916, fam.) Chabaud, 1974.

Подотряд HETERAKINA M. Chitwood, 1971

В подотряде три надсемейства: 1. Heterakoidea (Railliet et Henry, 1912, fam.) Chabaud, 1957; 2. Cosmocercoidea (Travassos, 1925, fam.) Skrjabin et Schichobalova, 1951; 3. Subuluroidea (Yorke et Maplestone, 1926, fam.) Travassos, 1930.

Отряд S P I R U R I D A (Railliet et Henry, 1915, subordo) B. Chitwood, 1933

Подотряд SPIRURINA Railliet et Henry, 1915

В подотряде семь надсемейств: 1. Spiruroidea (Oerley, 1885, fam.) Railliet et Henry, 1915; 2. Acuarioidea (Seurat, 1913, fam.) Sobolev, 1949; 3. Physalopteroidea (Leiper, 1908, fam.) Sobolev, 1949; 4. Rictularioidea

(Hall, 1915, fam.) Chabaud, 1974; 5. Thelazioidea (Skrjabin, 1915, fam.) Sobolev, 1949; 6. Habronematoidea (Ivaschkin, 1961, fam.) Chabaud, 1974; 7. Gnathostomatoidea (Railliet, 1895, fam.) Skrjabin et Ivaschkin, 1968.

Подотряд CAMALLANINA B. Chitwood, 1936

В подотряде три надсемейства: 1. Camallanoidea (Railliet et Henry, 1915, fam.) Travassos, 1920; 2. Dracunculoidea (Leiper, 1912, fam.) Cameron, 1934; 3. Cuculanoidea (Cobbold, 1864, fam.) Ivaschkin, 1962.

Подотряд FILARIINA SKRJABIN, 1915

В подотряде три надсемейства: 1. Filaroidea Wainland, 1858; 2. Aproctoidea (Skrjabin et Schikhobalova, 1945, fam.) Sonin, 1962; 3. Diplotriaenoidae (Anderson, 1958, fam.) Sonin, 1962.

Мы хотели бы обратить внимание на необходимость правильного указания авторов при предложенных ими таксонах. К сожалению, в работах о таксономии гельминтов, в частности нематод, нет единобразия в этом отношении. В какой-то мере последнее связано с отсутствием четких рекомендаций на этот счет в «Международном кодексе зоологической номенклатуры». Мы считаем, что принятый в обсуждаемых выпусках «Определителя» порядок указания авторов при таксонах является удачным. Мы использовали его при написании таксонов, вошедших в предлагаемый нами вариант системы нематод.

**Л и т е р а т у р а**

Д р о з д о в с к и й Э. М. О делении класса Nematoda на подклассы на основе данных сравнительной анатомии и эмбриологии. — Тез. докл. конф. ВОГ, 1980, с. 58—59.

И в а ш к и н В. М. К систематике нематод подкласса Phasmidia Chitwood et Chitwood, 1933. — Тр. ГЕЛАН, 1962, т. 11, с. 115—117.

К а р м а н о в а Е. М. Основы нематодологии. Т. 20. Диоктофимииды животных и человека и вызываемые ими заболевания. М., Наука, 1968. 262 с.

П а р а м о н о в А. А. К познанию строения и функций фазмид. — Тр. ГЕЛАН 1954, т. 7, с. 19—50.

П а р а м о н о в А. А. Основы фитогельминтологии. Т. 1. Происхождение нематод. Экологоморфологическая характеристика фитонематод. Общие принципы таксономии. М., Изд-во АН СССР, 1962. 479 с.

С к р я б и н К. И., Ш у л ъ ц Р. С. Основы общей гельминтологии. — М., Сельхозгиз, 1940, 470 с.

С к р я б и н К. И., Ш и х о б а л о в а Н. П., С о б о л е в А. А. Определитель паразитических нематод. Т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949. 519 с.

С к р я б и н К. И., Ш и х о б а л о в а Н. П., О р л о в И. В. Основы нематодологии. Т. 6. Трихоцефалиды и капиллярийды животных и человека и вызываемые ими заболевания. М., Изд-во АН СССР, 1957. 587 с.

С к р я б и н К. И., Ш и х о б а л о в а Н. П., Л а г о д о в с к а я Н. П. Основы нематодологии. Т. 15. Оксиураты членистоногих. Ч. 4. М., Наука, 1966. 538 с.

С к р я б и н К. И., И в а ш к и н В. М. Эволюция паразитических нематод подкласса Secernentea в экологическом аспекте. — В кн.: 25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и очередные задачи, М., Наука, 1968 (Тр. ГЕЛАН СССР, т. 19), с. 169—185.

С к р я б и н К. И., И в а ш к и н В. М. О составе надсемейства Gnathostomatoidea Skrjabin et Ivaschkin, 1968 и о возведении его в ранг подотряда. — В кн.: Экология и таксономия гельминтов. М., Наука, 1963 (Тр. ГЕЛАН СССР, т. 23), с. 144—148.

С о н и н М. Д. Исследования по систематике нематод, паразитирующих у животных. — В кн.: Проблемы общей гельминтологии. М., Наука, 1976 (Тр. ГЕЛАН СССР, т. 26), с. 81—94.

Ш у л ъ ц Р. С., Г в о з д е в Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. I. Морфология, систематика, филогения гельминтов. М., Наука, 1970. 492 с.

А n d r a s s y I. Evolution as basis for the systematization of nematodes. Budapest, Acad. Kiaoado, 1976, 288 р.

В а и н О., C h a b a u d A.-G. Sur les Muscipeidea (Nematoda—Dorylaimina). — Annales Parasitol., 1979, т. 54, N 2, 207—255.

C I N K e y s to the Nematode Parasites of Vertebrates. N 1. General introduction by R. C. Anderson, A. G. Chabaud and S. Willmott: Glossary of terms by S. Will-

mott; Keys to subclasses, orders and superfamilies by A. G. Chabaud, 1974, 18 p.

N 2. Keys to genera of the Ascaridoidea by G. Hartwich. 1974, 15 p.

N 3. Keys to genera of the order Spirurida. Part 1. Camallanoidea, Dracunculoidae, Gnathostomoidea, Physalopteroidea, Rictularioidea and Thelazioidea by A. G. Chabaud. 1975, 27 p. Part 2. Spiruroidea, Habronematoidea and Acuarioidae by A. G. Chabaud. 1975, 30 p. Part 3. Filarioidea, Aproctoidea and Diplotriaenoidea by R. C. Anderson and O. Bain. 1976, 60 p.

N 4. Keys to genera of the Oxyuroidea by A. Petter and J.-C. Quentin. 1976, 29 p.

N 5. Keys to genera of the Superfamily Metastrongyloidea by R. C. Anderson. 1978, 44 p.

N 6. Keys to genera of the superfamilies Seuratoidea, Cosmocercoidea, Heterakoidea and Subuluroidea by A. G. Chabaud. 1978, 71 p.

N 7. Keys to genera of the superfamily Strongyloidea by J. R. Lichtenfels. 1980, 41 p.

N 8. Keys to genera of the superfamilies Ancylostomatoidea and Diaphanocephaloidea by J. R. Lichtenfels. 1980, 26 p.

Chitwood B. G. Notes of nematode systematics and nomenclature. — J. Parasitol., 1933, vol. 19, p. 242.

Chitwood B. G. A revised classification of the Nematoda. — Ibid., 1933, vol. 20, N 2, p. 131.

Chitwood B. G., Chitwood M. B. The characters of a Protonephatode. — Ibid., 1933, vol. 20, N 2, p. 130—146.

Chitwood B. G. A revised classification of the Nematoda. — В кн.: Работы по гельминтологии. М., Изд-во ВАСХНИЛ, 1937, с. 69—80.

Chitwood B. G., Chitwood M. B. An introduction to Nematology. Baltimore —N. Y., 1937. 123 p.

Chitwood M. B. Nematoda: evolutionary trends and relationships in taxonomy. — J. Parasitol., 1971, vol. 57, N 4, p. 80—93.

Pearse A. S. An introduction to parasitology. — Ch. Thomas, Baltimore, 1942, 375 p.

Poinar J. Classification of Nematoda. — In: Nematodes for Biological Control of Insects., 1979, CRC Press Inc., p. 1—6.

Yamaguti S. Systema Helminthum. v. 111. The nematodes of Vertebrates. — New York and London, 1961, 679 p.

---

#### A SYSTEM OF NEMATODES — PARASITES OF VERTEBRATE ANIMALS

K. M. Ryzhikov, M. D. Sonin

#### S U M M A R Y

The authors give the analysis of the best known systems of nematodes, parasitizing vertebrates. The classifications of Chitwood (1933, 1937); Skrjabin et Schultz (1940) and Chabaud (1974) are discussed. A new variant of the system of the mentioned nematode groups is proposed, the classification of Chabaud being assumed as its basis. In the subclass Adenophorea the authors distinguish two orders — Trichocephalida and Dioctophymida. The subclass Secernentea includes according to Chabaud's system five orders: Rhabditida, Strongylida, Oxyurida, Ascaridida and Spirurida. Two suborders — Ascaridina and Heterakina are distinguished in the order Ascaridida, three suborders — Spirurina, Camallanina and Filariina — in the order Spirurida. The suborders Gnathostomatina and Cucullanina are admitted to be not enough valid. Both these groups are considered as superfamilies in the new variant of classification.

A conception of the close phylogenetic relationships between the orders of the subclass Secernentea is championed. The authors believe that the historical development of the representatives of this nematode group occurred from the rhabditiform worms towards the strictly specialized parasitic forms, which are met in the order Spirurida. The representatives of the order Rhabditida are the most closely related to the ancestral forms of the subclass Secernentea.